Walton A. C. Studies on nematode gametogenesis // Z. Zellforsch. microsk. Anat.— 1924.— 1.— S. 167—239.
Walton A. C. Gametogenesis // Chitwood B. C., Chitwood M. B. An Introduction to nematology.— Baltimore (Md): Monumental Print. Co., 1950.— Sect. 2, N 1.— P. 205—214.
White M. J. D. Chromosome cycle of Ascaris megalocephala // Nature, 1936.— **137**.— P. 783.

Волгоградский педагогический институт
Лаборатория гельминтологии АН СССР (Москва)
Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 20.06.90.

Karyotype Evolution in the Nematode Superfamilies Trichostrongyloidea and Strongyloidea. Podgornova G. P., Aluart de la Cruz M., Dmitrieva T. I., Lomakin V. V., Timofeev P. V., Sharpilo V. P.— Vestn. zool., 1991, N 2.— An attempt of evolutionary processes analysis in Nematode karyotypes, specialization within subfamilies.

УДК 591.41:597.587.2

А. А. Кошовский

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ КРОВЕНОСНОЙ СИСТЕМЫ НЕКОТОРЫХ РЫБ ПОДОТРЯДА SCOMBROIDEI

Подотряд Scombroidei объединяет пелагических океанических рыб, которые имеют высокую адаптивную способность к постоянному скоростному передвижению. Некоторые из них, а именно представители семейства Thunnidae способны сохранять метаболическое тепло и поддерживать температуру тела на 6—8 °С выше окружающей среды (Barrett, Hester, 1964; Carey, Teal, 1966; Carey et al., 1971; Carey, 1973). Это стало возможным благодаря особому строению у них кровеносной системы, главная отличительная черта которой состоит в развитии подкожной сосудистой сети (rete mirabilia), выполняющей роль противоточного теплообменника (Kishinouye, 1923; Gibbs, Collette, 1967; Graham, 1975). У многих скумбриевых (скумбрии, макрели, пеламиды) не обнаружено ни противоточного теплообменника, ни связанной с ним повышенной температуры тела. Кровеносная система у этих видов близка к классической, хотя и имеет свои особенности.

Целью данной работы было изучение кровеносной системы рыб подотряда Scombroidei с различной степенью развития противоточной системы теплообмена и определение путей ее эволюции.

Методы и материалы. *Auxis thazard, Katsuwonus pelamis, Thunnus obesus* были получены из ЮгНИРО в мороженом виде, *Sarda sarda* получена свежепойманной (м. Аюдаг, Черное море). Кровеносные сосуды промывали физиологическим раствором и гепарином, с последующим наполнением их водным раствором сурика. Материал фиксировали в 10 %-м растворе формалина. Через 16 дней инъецированный материал исследовали методом рентгенографии. Затем проводили макро- и микропрепарирование по методу В. П. Воробьева.

Пеламида *(Sarda sarda)*. Сердце относительно крупное, пирамидального типа (Santer, Greer, 1983). Состоит из венозного синуса (sinus venosus), предсердия (atrium), желудочка (ventriculum) и артериальной луковицы (bulbus aortae). Венозный синус объемный, тонкостенный, сообщающийся с предсердием отверстием с 2 карманообразными клапанами. Предсердие в виде мешочка соединяется с дорсальной стороной желудочка. Желудочек по форме напоминает тетраэдр. Стенки толстые, из двух слоев: внешнего — компактного и внутреннего — губчатого. Артериальная луковица соединена с желудочком на той же стороне стенки, что и с предсердием. Она немного сжата латерально, с

хорошо развитой мышечной стенкой. Луковица переходит в короткую вентральную аорту, от которой отходят 4 пары приносящих бранхиальных артерий (a. branhiales), несущие кровь к жабрам. Выносящие жаберные артерии соединяются в наджаберные стволы, которые сливаются и образуют дорсальную аорту (a. dorsales). От нижней части выносящих артерий кровь идет вентрально по гипобранхиальной артерии (a. hypobranhiales), питающей сердечную мышцу. От дорсальной аорты отходят подключичная (a. subclaviae), кишечно-брыжеечная (a. coeliaca-mesentericae) и почечная (a. renalis), а также сегментарные артерии. Подключичная артерия начинается от корня кишечно-брыжеечной артерии и вскоре делится на 2 ветви, обеспечивающие кровью мышцы грудного плавника (m. levator. s. abductor; m. depressor s. abducror). Сегментарные артерии проходят вдоль межмышечных костей и невральных гемальных остей. Такие артерии обнаруживаются через один сегмент тела. От гипаксиальных ветвей дорсальной аорты в прекаудальном отделе отходят короткие почечные артерии.

Осуществив газообмен в тканях, кровь собирается по сегментарным венам в хвостовую (v. caudalis) и заднюю кардинальную вену (v. cardinales posterior). Сегментарные вены обнаружены через один сегмент тела. Таким образом, они чередуются с сегментарными артериями. Хвостовая вена проходит в гемальном канале на уровне 18-го позвонка. Она направляется вентрально к почке, относительно мощно развитой. Пройдя воротную систему почек, кровь по кардинальной вене вновь возвращается в гемальный канал на уровне 10-го позвонка. Кишечная вена (v. coeliaca) собирает венозную кровь от внутренних органов за исключением гонад. Вены гонад (v. genitales), каждая отдельно, впадает в протоки Кювье (ductus Cuvieri), что не наблюдалось у других видов. Кишечная же вена проходит через воротную систему печени, которая, как почечная, достаточно хорошо развита. Затем кровь собирается в печеночную вену (v. hepatica). Последняя впадает в венозный синус несколько латеральнее основной оси тела. В левый проток Кювье впадают вены, идущие от головы, а в правый — кардинальная вена. Протоки Кювье, в свою очередь, сливаясь, образуют венозный синус.

У всех исследованных видов измеряли диаметр дорсальной аорты, кардинальной вены, кожных сосудов, если таковые присутствовали, на уровне 2—6-го позвонков (таблица). Данные измерений показывают, что основная масса крови у пеламиды проходит через дорсальную аорту и кардинальную вену.

Макрелевый тунец *(Auxis thazard)*. Сердце пирамидальное, со всеми присущими рыбам отделами. Единственным морфологическим отличием сердца макрелевого тунца от сердца пеламиды является объединение желудочка с предсердием со стороны задней стенки (Бутузов, Кошовский, 1989). Поэтому кровоток несколько изменен по сравнению с кровотоком в сердце пеламиды.

Из сердца кровь проходит своим обычным путем, как это было описано выше, окисляясь в жабрах и собираясь в дорсальную аорту. На

Диаметр кровеносных сосудов у скумбриевых рыб

Вид	Масса, тела, кг	Длина тела, см	Диаметр кожных вен, мм		Диаметр кожных артерий, мм		Диаметр дорсальной аорты, мм	Диаметр кардиальной вены, мм
			эпаксиальной	гипаксиальная	эпаксиальная	гипаксиальная		
S. sarda	3,75	54	—	—	—	—	2	5,5
A. thazard	0,715	36	2,0	—	1,2	1,2	1,8	3
K. pelamis	4,0	58	2,5	2,5	2,2	1,2	2,4	4,0
T. obesus	3,2	64	2,3	1,9	1,6	1,1	0,7	1,0

уровне 3—4-го позвонков от дорсальной аорты отходят 2 пары кожных артерий, которые берут начало в разных точках. Одна образует эпаксиальные кожные артерии, другая — гипаксиальные. Гипаксиальная кожная артерия выходит на поверхность тела вблизи основания грудного плавника. Она проходит вентрально, многократно дихотомически ветвясь. Эта ветвь не образует сосудистого сплетения. Напротив, эпаксиальная артерия на поверхности тела встречается с параллельно проходящей кожной веной, которая выходит на поверхность тела на уровне 5-го позвонка. От кожных сосудов отходят мелкие артериолы и венулы. Переплетаясь между собой, они образуют латеральное сосудистое сплетение, выполняющее роль противоточного теплообменника. Таких теплообменников у макрелевого тунца три: два латеральных, образованных эпаксиальными кожными артериями с каждой стороны тела, и один центральный. На уровне 19-го позвонка кожная артерия уходит с поверхности тела вглубь, утончаясь, и не соединяется вновь с дорсальной аортой. Кожная вена также исчезает с поверхности тела и не соединяется с кардинальной веной.

Центральный теплообменник образован сплетением сосудов, отходящих от кардинальной вены и дорсальной аорты. По свидетельству Кишенуе (1923) у макрелевого тунца он берет начало на уровне 10—12-го позвонков. По нашим данным, сосудистое сплетение начинается на уровне 9-го позвонка. Вполне возможно, что у *A. thazard* расположение центрального теплообменника более широко варьирует, чем это описано у Кишенуе. По размерам он небольшой и, по-видимому, еще не получил должного развития в процессе эволюции.

Сегментарные артерии и вены у макрелевого тунца обнаружены в каждом сегменте тела, что наблюдалось у всех остальных исследованных видов. Необходимо отметить также хорошее развитие воротной системы печени. Сосуды расположены на поверхности печени и четко прослеживаются. Вены от гонад соединяются с кардинальной веной.

Таким образом, у макрелевого тунца появляются кожные сосуды, чего не наблюдалось у пеламиды. Гипаксиальные кожные сосуды образуют латеральный теплообменник, а сосуды дорсальной аорты и кардинальной вены — центральный теплообменник. Ток основной массы крови проходит через главные сосуды: дорсальную аорту и кардинальную вену (таблица).

Полосатый тунец (*Katsuwonus pelamis*). Сердце пирамидального типа, по строению напоминает сердце пеламиды, но с несколько более развитым желудочком, поэтому передне-задний диаметр сердца несколько превышает таковой у пеламиды. Атрио-вентрикулярное соединение расположено на самой вершине желудочка сердца.

От дорсальной аорты отходят кожные эпаксиальные и гипаксиальные артерии. Они берут начало от общей латеральной аорты на уровне 6-го позвонка. Эпаксиальная артерия незначительно длиннее гипаксиальной, но ее диаметр значительно больше, чем гипаксиальной (таблица). Общая латеральная артерия очень короткая и направлена горизонтально. Кожные артерии идут вдоль тела на значительном расстоянии от медиальной линии тела. В хвостовой части тела артерии становятся тоньше. Соединения с дорсальной аортой или между собой кожные артерии не образуют.

Помимо кожных артерий от дорсальной аорты отходит непарная кишечно-брыжеечная артерия (a. coeliaca-mesentericae). Она, в свою очередь, разделяется на 3 ветви. Первая, правая ветвь кровоснабжает пищевод и левую сторону желудка; вторая — печень, вентральную сторону желудка и кишечник. Мы не обнаружили сплетений или венул на наружной стороне печени.

Кожные вены также имеются. Эпаксиальная вена проходит над первым ребром, тогда как гипаксиальная проходит под ним. Эти вены берут начало от разных участков кардинальной вены. Каждая из них развет-

вляется на правую и левую. Они выходят на поверхность тела на уровне 5-го позвонка. В хвостовой части тела кожные вены, так же как и артерии, соединения между собой или с хвостовой веной не образуют. В остальном венозная система полосатого тунца напоминает систему макрелевого тунца.

На уровне 5-го позвонка у полосатого тунца находится центральное сосудистое сплетение, но оно расположено не непосредственно под позвоночным столбом, а несколько вентральнее — над целомической полостью.

Большеглазый тунец (*Thunnus obesus*). Сердце пирамидального типа и напоминает сердце полосатого тунца. Путь прохождения крови через жабры обычный. На уровне 1-го позвонка от дорсальной аорты отходят латеральные артерии, которые берут начало из одной точки, и разделяются на эпаксиальные и гипаксиальные кожные артерии. По длине они почти равны, но диаметры их различны (таблица). Кожные артерии проходят вдоль тела на незначительном расстоянии от латерально-медиальной линии тела. В каудальной части тела на уровне 26-го позвонка они соединяются с дорсальной аортой. Таким образом, кожные артерии образуют замкнутый круг. Дорсальная аорта у большеглазого тунца тоньше, чем кожные артерии (таблица), проходит под позвоночным столбом, не образуя сосудистой сети. По свидетельству Кишенуе (1923) кардинальная вена образует незначительную сосудистую сеть. Такую сеть мы не обнаружили, что могло произойти в связи с ограниченным количеством материала и его не достаточно хорошей сохранностью.

Венозная система, как и артериальная, образует замкнутый круг кожных вен. На уровне 1-го позвонка в кардинальную вену впадают латеральные вены, которые делятся на эпаксиальную и гипаксиальную кожные вены. Пройдя через миотом 6-го позвонка, они выходят на поверхность тела. На уровне 26-го позвонка уходят вглубь тела, где анастомозируют с хвостовой веной.

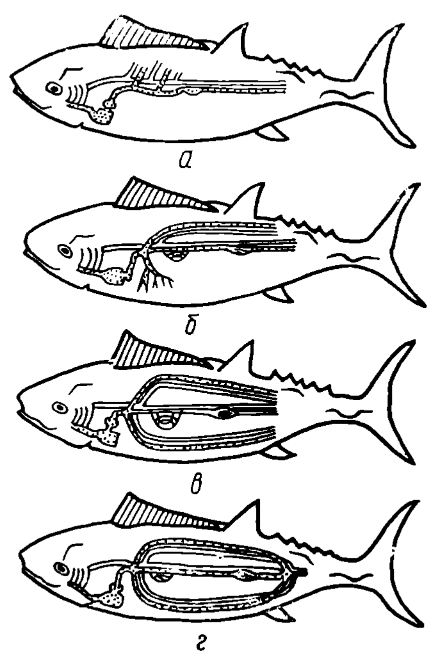
Центральный теплообменник фактически редуцирован. Роль поддержания температуры в целомической полости, как указывает Грэхам (Graham, 1975), берет на себя печень. У большеглазого тунца венулы печеночных вен на наружной стороне печени короткие, и число их невелико.

Диаметр кожных артерий и вен больше, чем диаметр дорсальной аорты и кардинальной вены (таблица). Таким образом, основное движение крови осуществляется не через центральные артерии, а через периферические сосуды.

Обсуждение. Сравнивая кровеносную систему четырех видов рыб (рисунок), можно сделать вывод, что в ряду *S. sarda* — *A. trazard* — *K. pelamis* — *T. obesus* она претерпевает значительные изменения. Помимо основных (транспортной и трофической) функций кровеносная система берет на себя и функцию теплообмена. Все изменения и усложнения в строении кровеносной системы тунцов непосредственно связаны с этой новой для нее функцией.

У пеламиды, которая не сохраняет метаболического тепла, проявляется тенденция к изменениям в обычном пути прохождения центральных сосудов, а именно, выход кардинальной вены из гемального канала. По всей вероятности, это является началом преобразований кровеносной системы тунцов. У макрелевого тунца, помимо образования центрального сосудистого сплетения, появляются кожные сосуды. Причем верхние образуют сосудистое сплетение, а нижние слабо развиты. У полосатого тунца центральный теплообменник наиболее развит, а кожные сосуды, как верхние, так и нижние, образуют с каждой стороны по две теплообменные сети. У большеглазого тунца центральный теплообменник редуцируется, и главную роль в поддержании температуры целома берет на себя печень. Из изученных видов подкожная сосудистая сеть

Строение кровеносной системы у рыб подотряда Scombroidei: *А — Sarda sarda*; *Б — Auxis thazard*; *В — Katsuwonus pelamis*; *Г — Thunnus obesus*.



наиболее развита у большеглазого тунца. Интересен тот факт, что у него основная масса крови проходит не через центральные сосуды, а через периферические кожные сосуды.

Грэхам (1975) объясняет такое явление изменением среды обитания. Макрелевый и полосатый тунцы живут в теплых водах, и для сохранения метаболического тепла у них нет необходимости в усиленном развитии противоточной системы. Большеглазый тунец встречается как в теплых, так и в холодных водах, и для лучшего сохранения метаболического тепла кожные сосудистые сплетения получают дальнейшее развитие. Это выражается в увеличении диаметра кожных сосудов и выполнении ими роли артерий, обеспечивающих мышцы кровью.

Теплообмен у тунцов возможен благодаря наличию у них сосудистых сплетений артериол и венул, которые играют роль противоточных теплообменников. Принцип работы такого теплообменника заключается в следующем: пройдя через жабры, холодная артериальная кровь собирается в дорсальную аорту, а затем направляется к мышцам по кожным сосудам. На своем пути холодная артериальная кровь встречается с теплой венозной кровью (венозная кровь нагревается за счет метаболического тепла). От кожных сосудов отходят многочисленные артериолы и венулы, которые тесно прилегают друг к другу и образуют сосудистое сплетение. Ток крови в них противоположный. В результате холодная артериальная кровь нагревается, и уже теплой направляется к мышцам, а остывшая венозная кровь идет к жабрам. Пройдя через жабры, венозная кровь теряет оставшееся метаболическое тепло. Таким образом, перед жабрами, где происходит главная потеря тепла, у тунцов развивается противоточная система теплообмена. Она позволяет сохранять метаболическое тепло, что приводит к повышению температуры тела.

Известно, что количество мышечных сокращений в единицу времени возрастает с повышением температуры. Для быстроплавающих тунцов это является одним из механизмов увеличения скорости плавания.

Анализ исследования кровеносной системы скумбриевых рыб показывает, что в данном случае филогенетические изменения связаны с расширением числа функций по Плате (Северцов, 1939). У тунцов — это функция теплообмена, дающая возможность рыбам увеличить скорость плавания, а также быть более независимыми от температуры окружающей среды.

Бутузов С. В., Кошовский А. А. К вопросу о морфо-функциональной эволюции скумбриевых рыб // Сравнительно-анатомический и морфо-функциональный анализ опорно-двигательной и циркуляторной систем рыб различных экологических групп.— Киев, 1989.— С. 3—9.— (Препр./ АН УССР. Ин-т зоологии; 10).

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции.— М., 1939.— С. 381—383.

Barret I., Hester F. J. Body temperature of yellowfin and skipjack tunas in relation to sea surface temperature // Nature (Lond.).— 1964.— **203**.— P. 96—97.

Carey F. G.. Teal J. M. Heat conservation in tuna fish muscle // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.— 1966.— **56**.— P. 1464—1469.

Carey F. G., Teal J. M., Kanwisher J. W. et al. Warm-bodied fish // Am. Zool.— 1971.— 11.— P. 135—143.
Carey F. G. Fishes with warm bodies // Sci. Am.— 1973.— **228** (**2**).— P. 36—44.
Graham J. B. Heat exchange in the yellowfin tuna, Thunnus albacares, and skipjack tuna, Katsuwonus pelamis, and the adaptive significance of elevated body temperatures in scombrid fishes // Fishery Bull.— 1975.— **73**, N 2.— P. 219—229.
Kishinouye K. Contributions to the comparative study of the socalled scombroid fishes // J. Cell. Agric. Imp. Univ. Tokyo.— 1923.— **8**.— P. 293—475.
Santer R. M., Greer W. M. On the morfology of the heat ventricle in teleost fish (Teleostei) // Comp. Biochem. Physiol.— 1983.— P. 453—457.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 05.02.90

Comparative Morphology of Circulatory System in Some Scombroidei Fishes. Koshovsky A. A.— Vestn. zool., 1991, N 2.— Blood circulation system in Scombroidei with different development of counterflow heat exchange is considered, possible ways of its evolution are discussed.

УДК 591.483:599.537

О. В. Нечаева, М. В. Веселовский, С. А. Гилевич, В. Л. Гуло

ПЕРИФЕРИЧЕСКИЕ ЦЕНТРЫ НЕРВНОЙ РЕГУЛЯЦИИ У ДЕЛЬФИНОВЫХ

Посвящается памяти Георгия Борисовича Агаркова

В лаборатории функциональной морфологии водных животных Института зоологии АН УССР на протяжении ряда лет проводится изучение морфологии периферической нервной системы китообразных. Особое внимание было уделено изучению иннервации различных систем и органов черноморских дельфинов. Настоящая статья посвящена морфологии вегетативных ганглиев, являющихся основным структурным элементом автономной нервной системы. Изучались интрамуральные ганглии, входящие в состав нервного сплетения различных отделов пищеварительного тракта, а также мочеполовой системы трех видов дельфинов — белобочки (*Delphinus delphis* L.), афалины (*Tursiops truncatus*) и морской свиньи (*Phocoena phocoena* L.). Представленная работа является попыткой не только обобщить морфологические наблюдения, но и дать им функциональную интерпретацию.

Для изучения нервной ткани использованы классические методики импрегнации солями азотнокислого серебра с последующей докраской кармином. Наиболее адекватной материалу исследования оказалась методика Бильшовского-Грос в модификациях Лаврентьева, Кампоса и в оригинальной модификации.

Результаты проведенных нейрогистологических исследований показали, что нервноклеточные элементы входят в состав интраорганных нервных сплетений языка, желудка и двенадцатиперстной кишки, почек, матки и влагалища дельфинов. Вегетативные нейроны различаются между собой по форме и размерам, при этом все они укладываются в классификацию А. С. Догеля — это двигательные нейроны I типа и нейроны II типа, выполняющие рецепторную функцию. Критерием для отнесения нервной клетки к тому или иному типу служила ее форма. В монографии «Ультраструктура нервной системы» (Питерс и др., 1972) по этому поводу сказано следующее: «...так как конфигурация нервной клетки отражает особенности ее связей, то наиболее характерным признаком нейрона может служить его форма. Таким образом, форма нейрона является ключом к пониманию его роли в нервной системе».

Большое количество микроганглиев, а также отдельных нейронов обнаружено в межмышечном и слизистом нервных сплетениях языка